

# Evolutionary biology of female-limited color polymorphism in the damselfly, *Ischnura senegalensis*

著者	橋 佑磨
内容記述	Thesis (Ph. D. in Science)--University of Tsukuba, (A), no. 5571, 2010.11.30 Includes bibliographical references
発行年	2010
URL	<a href="http://hdl.handle.net/2241/114612">http://hdl.handle.net/2241/114612</a>

氏 名 (本籍)	たか はし ゆう ま 高 橋 佑 磨 (東 京 都)
学 位 の 種 類	博 士 (理 学)
学 位 記 番 号	博 甲 第 5571 号
学位授与年月日	平成 22 年 11 月 30 日
学位授与の要件	学位規則第 4 条第 1 項該当
審 査 研 究 科	生命環境科学研究科
学 位 論 文 題 目	<b>Evolutionary Biology of Female-limited Color Polymorphism in the Damselfly, <i>Ischnura senegalensis</i></b> (アオモンイトトンボの雌に生じる色彩多型の進化生物学)
主 査	筑波大学教授 農学博士 渡 辺 守
副 査	筑波大学教授 農学博士 戒 能 洋 一
副 査	筑波大学准教授 理学博士 徳 永 幸 彦
副 査	筑波大学准教授 理学博士 藤 岡 正 博

### 論 文 の 内 容 の 要 旨

個体群内に出現する遺伝的多型が維持されるのは、「負の頻度依存選択」が最も一般的であると考えられてきた。すなわち、捕食者や同種他個体からの作用により、個体群中での出現頻度の低い少数派の型の適応度が多数派の型よりも高くなるので、すべての型の適応度が等しくなる比率（平衡頻度）を中心に、各型の割合が周期的に振動するというものである。ところが、各型の適応度の頻度依存性や、型比の動態に関する定量的な研究はほとんど行なわれてこなかった。また、遺伝的多型を生じる種では、様々な空間スケールで型比が変化している。その理由として、個体の日常的な移動が可能な程度の地域個体群においては、遺伝子流動によって説明されてきた。しかし、遺伝子流動は比較的狭い範囲でしか起こらないため、種としての分布域内における緯度勾配のような大きい空間スケールでの型比の漸進的变化は、別の要因が関与している可能性が高い。本研究では、雌に遺伝性の色彩 2 型（オス型とメス型）の出現するアオモンイトトンボにおいて、負の頻度依存選択による 2 型の維持機構を明らかにするとともに、型による繁殖戦略の違いや、環境との相互作用の観点を加えることで、型比の個体群間変異や、大きな空間スケールにおける型比の勾配の成立機構を解明しようと試みたものである。

画像解析により成虫の胸部の色相を定量化したところ、エイジ（性的な成熟段階）と共に、型間や性間で色相が有意に異なっていた。すなわち、雄とオス型雌は、前繁殖期と繁殖期の個体の色相に違いを示さなかったが、メス型雌では前繁殖期と繁殖期の個体で色相が有意に異なっていたのである。そこで、性や型、成熟段階の異なる個体を様々に組み合わせて雄に呈示する「二者択一実験」を行なったところ、羽化後直ちに雌と隔離して飼育した交尾未経験雄は、どの個体に対しても等しい割合で交尾を試み、性や型、成熟段階を区別しないことがわかった。一方、本種の交尾活動時間帯である午前中に、成熟した雌と一度だけ交尾を経験させた雄は、その交尾後の数時間、他の性や型、成熟段階の個体よりも、交尾を経験した同じ型の成熟雌を好んだ。雄は、交尾した成熟雌の型を記憶し、選択的に交尾を試みたといえよう。ただし、大きな色彩変化を示さないオス型の未熟雌と成熟雌に対しては、その型の成熟雌と交尾を経験した雄であっても、区別を行

なわなかった。雄が多数派の型に対して選択的に交尾を試みていたのは、日々の交尾相手が、結果的に多数派の型の雌であったためと考えられる。

午後の摂食や産卵の活動時間帯に野外観察を行なうと、多数派の型の雌は少数派の型より3倍も高い頻度で雄からのハラスメントを受けていた。雌はそれまでの行動を中断し、雄に追い散らされている。この間の雌の摂食量を、排出糞量を指標にして比較すると、多数派の型の日当たり摂食量は少なく、多数派の型は採餌活動が妨害されていたと考えられる。産卵活動時間帯の前後で各型の雌を捕獲し、解剖して卵管内に保有する成熟卵を数えて比較したところ、少数派の推定日あたり産下卵数は多数派よりも多かった。したがって、雄によるハラスメントは多数派の雌の採餌活動や産卵活動を妨害し、繁殖成功度を低下させたと考えられる。

2型の比率は2世代周期で変動していた。そこで、負の頻度依存選択の数理モデルを構築し、2型比の経時的变化を予測したところ、実測値と同様、2型の比率は2世代周期で振動することが示された。

室内飼育した羽化直後の雌を解剖して卵巣内の卵数を測定すると、オス型が小卵多産の $r$ 戦略者の、メス型が大卵少産の $K$ 戦略者の繁殖戦略をもつといえた。トンボ類の幼虫では、サイズ依存的な共食いが生じ、大きな個体が小さな個体を食べるので、型間の繁殖戦略の違いは、平衡頻度を偏らせている可能性がある。

2型比は緯度に沿って勾配を示し、高緯度ほど雌個体群中のオス型の割合が増加していた。卵巣内の卵巣小管数は、低緯度では、メス型のほうがオス型よりも多かったが、北緯36度から本種の分布北限（北緯約40度）までの地域ではオス型のほうが多くなっていた。この結果は、遺伝子と環境の相互作用により、それぞれの地域における各型の潜在的な繁殖能力が決定されていることを意味している。「負の頻度依存選択」に「遺伝子と環境の相互作用」の視点を加えた数理モデルを構築したところ、野外で観測されたような滑らか緯度勾配が形成されることが予測できた。

本研究は、地域個体群において遺伝的多型が維持されたり、2型比に緯度勾配が生じたりする要因としての負の頻度依存選択の存在を明らかにした。これらの結果は、行動学や生態学、集団遺伝学、数理生態学などの視点において、負の頻度依存選択が2型比の進化の機構を説明できたといえる。

## 審 査 の 結 果 の 要 旨

個体群内に出現する不連続な個体変異は、一般に、遺伝的多型と呼ばれている。これらが個体群内で継続的に出現しているとき、理論的には、少数派の適応度が多数派よりも高くなることのよって生じる「負の頻度依存選択」が働いていると考えられてきた。しかし、各型の適応度の頻度依存性や、型比の動態に関する定量的な調査・実験研究はほとんど行なわれていない。室内実験を行ないにくかったり、長期間の個体群調査を行ないにくい種が多かったからであろう。また、遺伝的多型を生じる種では、型比に緯度勾配の出現することが多く、このような勾配が多型の維持機構の理解を混乱させてきたようである。

本研究は、雌に遺伝性の色彩2型（オス型とメス型）が出現するアオモンイトトンボにおいて、負の頻度依存選択による2型の維持機構を明らかにするとともに、型間における繁殖戦略の違いや、環境との相互関係を検討することで、2型比の個体群間での変異や、緯度勾配を説明しようと試みたものである。まず、雌の色彩に対する雄の選好性を調べたところ、雄は、直前に交尾した雌の色彩を記憶し、選択的に交尾を試みることがわかった。野外で、雄が多数派の型に対して選択的に交尾を試みているのは、日々の交尾相手が、結果的に多数派の型の雌であったからである。野外観察の結果、多数派の型の雌は少数派の型より3倍も高い頻度で雄からのハラスメントを受けていたという。採餌活動や産卵活動が時間的空間的に妨害されることが予想される。前者を明らかにするために、日当たりの摂食量を比較すると、多数派の型のほうが少なく、多数派の型は、採餌活動が妨害されていたことが示唆された。また、後者では、少数派の推定日あたり産下卵数は、多数派よりも多かったので、多数派の雌の産卵活動が妨害され、繁殖成功度を低下させたようであ

る。2 型の出現頻度の異なる地域個体群をいくつか調べたところ、どの個体群でも、多数派の型よりも少数派の型の日当り産下卵数は常に高くなっていたため、この考えは支持される。

長期間の 2 型比の変動は 2 世代周期であった。そこで負の頻度依存選択の数理モデルを構築し、2 型比の経時的变化を予測したところ、実測値と同様、2 世代周期で振動することが示されたという。室内飼育した羽化直後の雌を解剖して卵巣内の卵数を測定したところ、オス型が小卵多産の  $r$  戦略者の、メス型が大卵少産の  $K$  戦略者の繁殖戦略をもっていた。型間の繁殖戦略の違いは、平衡頻度を偏らせる可能性が高い。

2 型比の緯度勾配では、高緯度ほど個体群中のオス型の割合が高いという。卵巣内の卵巣小管数は、低緯度では、メス型のほうがオス型よりも多いが、北緯 36 度から本種の分布北限（北緯約 40 度）までの地域ではオス型のほうが多くなっていた。数理モデルは、野外で観測されたような滑らか緯度勾配が形成されることを予測している。したがって、本研究は、地域個体群における遺伝的多型の維持における負の頻度依存選択の寄与をはじめて包括的に明らかにしたといえる。

よって、著者は博士（理学）の学位を受けるに十分な資格を有するものと認める。